Pleistozäne Differenzierung der amazonischen Vogelfauna [1])

Von

JÜRGEN HAFFER, Teheran

Inhalt

---

[1]) Gewidmet dem Andenken an Herrn Prof. Dr. Erwin Stresemann.

Einleitung

Die große Zahl sympatrisch lebender Vogelarten in den Tropen und ihre Beziehungen zueinander stellen Probleme für den Ökologen, der das Funktionieren komplexer Ökosysteme untersucht. Uns interessiert hier eine andere Seite der Problematik des hohen Artenreichtums tropischer Wälder, nämlich die historische Analyse der amazonischen Vogelfauna oder die Frage nach der Entstehung der zahlreichen Arten. Bei der Kontinuität der Regenwälder im zentralen Südamerika war insbesondere zu untersuchen, wodurch relativ kleine Populationen voneinander isoliert worden sind, um in geographischer Trennung subspezifische oder artliche Merkmale entwickeln zu können. Schon früh in der Erforschung Amazoniens wurde erkannt, daß die Areale nahe verwandter Vogelarten und -rassen öfter durch den Verlauf breiter Flüsse begrenzt werden (Sclater & Salvin 1867, Hellmayr 1910, 1912, Snethlage 1913, Mayr 1942: 228, 1963: 484). Man schrieb daher den Flüssen Isolationswirkung zu und interpretierte sie als Kausalfaktoren der Art-Entstehung bei amazonischen Waldvögeln. Dabei ging man von der Vorstellung aus, daß die ursprünglich über ganz Amazonien oder zumindest große Teile dieses Gebietes kontinuierlich verbreiteten Populationen durch das sich gegen Ende des Tertiär entwickelnde Flußsystem in mehrere Tochterpopulationen unterteilt und in der Folgezeit artlich oder subspezifisch differenziert wurden (Sick 1967). Genaue Untersuchungen über diese Fragen sind jedoch bisher nicht durchgeführt worden. Es blieb insbesondere unbekannt, in welcher Form Populationen im Quellgebiet amazonischer Flüsse isoliert wurden, wo die Schrankenwirkung der Wasserläufe aufhört.

Um zu den Problemen der Art-Entstehung in Amazonien einen Beitrag zu liefern, habe ich die bewaldeten Tieflandgebiete des zentralen Südamerika und ihre Vogelfaunen mit Hilfe verschiedener Methoden regional untergliedert. Ich verglich die jährliche Regenverteilung mit der Lage von Verbreitungszentren amazonischer Vögel und analysierte sekundäre Kontaktzonen, wo sich Paare neotropischer Vogelarten und -unterarten in der Vergangenheit trafen. Die Ergebnisse wurden im Lichte neuer palynologischer und geomorphologischer Daten über die pleistozäne Klima- und Vegetationsgeschichte des tropischen Südamerika interpretiert.

Danksagung

Der Besuch mehrerer ornithologischer Sammlungen in Nord- und Südamerika wurde mir durch ein Reisestipendium aus dem Frank M. Chapman Memorial Fund des American Museum of Natural History (New York) ermöglicht. Den Herren Kuratoren bin ich für ihre bereitwillige Unterstützung dankbar. Herr Dr. E. Eisenmann, New York, hat mich mit wertvollen Ratschlägen vielfach unterstützt. Die hier behandelten Probleme habe ich wiederholt mit Herrn Prof. Dr. E. Stresemann besprochen, der mir vor mehreren Jahren die Anregung zu einem Studium der Hybridenzonen bei *Ramphastos*-Tukanen gab. Die Herren Prof. Dr. H. Sick (Rio de Janeiro) und R. Grantsau (São Paulo) haben mir in entgegenkommender Weise ihre Beobachtungen über einige brasilianische Tukane zur Verfügung gestellt.

Quartäre Klima- und Vegetationsschwankungen im tropischen Südamerika

Palynologische Untersuchungen von See- und Sumpfablagerungen im nördlichen und zentralen Südamerika sowie geomorphologische Studien in diesem Raum haben in den letzten zwei Jahrzehnten ergeben, daß die eiszeitlichen Klimaschwankungen nicht nur in den höheren Lagen tropischer Gebirge spürbar waren, sondern auch die umgebenden Tiefländer erheblich beeinflußt haben. Obwohl die Abkühlung in den Tiefländern während kalter Phasen im Durchschnitt nur 3 bis 4° C betragen haben mag, führte der Wechsel von trockenen und feuchten Klimaperioden zum Schrumpfen bzw. zur Ausdehnung der Regenwälder.

Van der Hammen (1968, 1972 a, b) und Mitarbeiter haben durch Pollenuntersuchungen Klima- und Vegetationsschwankungen des Pleistozän und der Nacheiszeit in den columbianischen Anden und benachbarten Tiefländern dokumentiert: im Tal des unteren Rio Magdalena (E der Abb. 1), in den Grasflächen der Llanos (V der Abb. 1), in den Guayanas (G und R der Abb. 1), Wijmstra 1967, Wijmstra u. a. 1966. Die Landschaftsformen, Wasserläufe und Schotterablagerungen des Caroni-Fluß-Systems in Süd-Venezuela (C der Abb. 1), können nach Garner (1966) nur erklärt werden durch einen mehrfachen Wechsel von ariden und humiden Klimaperioden, die zum Verschwinden und späteren Wiedererscheinen der feuchten Wälder dieses Gebietes führten. Dasselbe gilt für die östlichen Andenvorberge von Peru (Garner 1959), wo ebenfalls die Landschaftsformen und Flußablagerungen auf einen Wechsel von feuchten, waldreichen Klimaphasen und trockenen, waldarmen Perioden des Pleistozän hindeuten. Pollenuntersuchungen von Bohrproben aus dem Gebiet südöstlich von Porto Velho am oberen Rio Madeira (O der Abb. 1) ergaben, daß auch in diesem Gebiet der tropische Regenwald während des Pleistozäns zeitweilig verschwunden und durch offene Savannenvegetation ersetzt war (van der Hammen 1972 a). Leider liegt bisher nur eine Untersuchung der Quartär-Sedimente des Amazonas-Tales selbst vor, durchgeführt von Mousinho (1971) bei Manaus (M der Abb. 1). Auch diese Ergebnisse stützen die Interpretation drastischer Vegetationsänderungen in diesem Gebiet unter dem wechselnden Klima des Pleistozäns. Weitere Ergebnisse liegen vor vom Tal des oberen Rio Branco und vom unteren Amazonas-Gebiet (zusammengefaßt von Vanzolini & Williams, 1970, und van der Hammen, 1974). Hinweise auf pleistozäne Klimaschwankungen wurden ebenfalls bekannt durch intensive geomorphologische Untersuchungen im östlichen und nordöstlichen Brasilien (B der Abb. 1; Bigarella u. a. 1965) sowie entlang dem pazifischen Abhang der peruanischen Anden (L der Abb. 1; Garner 1959, Lanning et al. 1967). Obwohl die genannten Untersuchungsgebiete weit verstreut in den Tiefländern des tropischen Südamerika liegen, stimmen die gewonnenen Ergebnisse alle darin überein, daß wiederholte Klimaschwankungen während des

Quartärs zu drastischen Änderungen der Vegetationsdecke geführt haben. Untersuchungen werden besonders erwartet von den Tiefländern des zentralen und oberen Amazonas-Tales, die bisher in dieser Hinsicht unerforscht blieben. Ebenso sind noch unbekannt das absolute Alter der verschiedenen Klimaphasen, ihre variierende Intensität in verschiedenen Gebieten Süd-



Abb. 1. Verbreitung feuchter tropischer Tieflandwälder und die Lage von Niederschlagszentren in Mittel- und Südamerika.

Erklärung: Schattiert — feuchter Wald; teilweise laubabwerfend in der Umgebung von Savannengebieten. *Senkrecht gestreift* — Gebiete mit über 2 500 mm Niederschlag im Jahr. *Schwarz* — Anden und mittelamerikanische Berge über 2 000 m hoch. Die kräftigen unterbrochenen Linien begrenzen die relativ trockene Querzone im östlichen Amazonien mit zahlreichen Savannen-Enklaven. Buchstaben bezeichnen paläoökologische Untersuchungsgebiete (siehe Text).

amerikas sowie ihre Korrelation in den Anden und im außer-andinen Bereich. Während die glazialen Phasen des Andengebirges sich wahrscheinlich als humide Klimaperioden in den umgebenden Tiefländern auswirkten, mag im amazonischen Bereich zu diesen Zeiten ein Trockenklima geherrscht haben. Umgekehrt sind die Trockenphasen der Andenregion wahrscheinlich mit den Interglazialperioden zu korrelieren [1], während gleichzeitig in Amazonien ein feuchtes Klima zur Ausdehnung der Wälder geführt haben mag. Die letzte strenge Trockenphase vor 4 000 bis 2 500 Jahren verursachte wahrscheinlich eine Trennung der ober- und unteramazonischen Wälder (Bigarella 1965). Diese haben sich seither wieder ausgedehnt, so daß gegenwärtig nur begrenzte Savannen-Enklaven in Zentralamazonien übriggeblieben sind.

Pleistozäne Differenzierung der amazonischen Vogelfauna

Die Reduktion der neotropischen Regenwälder während pleistozäner Trockenperioden ist in den Tiefländern Südamerikas sehr wahrscheinlich regional nicht gleichmäßig erfolgt. Restwälder blieben in kontinuierlich feuchten Gebieten erhalten, wo sie der amazonischen Waldfauna als Refugien dienten. Eine unterschiedlich rasche Differenzierung der isolierten Populationen fand innerhalb der Waldrefugien statt je nach Selektionsdruck, Zufall und der unterschiedlichen „Plastizität" der systematischen Einheiten gemäß dem Modell der geographischen Speziation (Mayr 1942, 1963). Eine weite Ausdehnung der Savannenfaunen erfolgte während der Trockenperioden, als die Wälder auf relativ kleine Refugien beschränkt waren. Damit erklären sich die engen Beziehungen der Savannenfaunen des nördlichen und zentralen Südamerika, die gegenwärtig durch die gesamte Breite des Amazonas-Waldes voneinander getrennt sind.

Um zu einer ersten Vorstellung über die Lage von 15 Waldrefugien oder Gruppen von Refugien zu gelangen, habe ich folgende Kriterien benutzt (Haffer 1967, 1969, 1974): Die Lage von Niederschlagzentren, von Kernarealen und von sekundären Kontaktzonen von Paaren amazonischer Unterarten und Arten.

Niederschlagszentren

Das Oberflächenrelief ist einer der Hauptfaktoren, die regionale Unterschiede der jährlichen Regenmenge in den zentralen Tropen bestimmen. Dem Wind zugekehrte Berghänge haben durch Steigungsregen ein feuchtes Klima, während im Lee liegende Hänge relativ trocken bleiben. Da das Oberflächenrelief Südamerikas im frühen Pleistozän in den Grundzügen

[1]) van der Hammen (1974) gab kürzlich bekannt, daß während des Höhepunktes jeder Vereisungsperiode auch im Hochgebirge der Anden wahrscheinlich kurzfristig extreme Trockenheit herrschte.

entwickelt war, erscheint die Annahme berechtigt, daß während der eiszeitlichen Trockenphasen die feuchten Wälder zuerst aus den Gebieten mit geringerem Niederschlag verschwanden und in den gegenwärtigen Zentren erhöhten Regenfalls erhalten blieben. Niederschlagszentren mit über 2 500 Millimeter Regen im Jahr sind in Oberamazonien nahe dem Fluß der Anden von Ekuador entwickelt, entlang der Atlantik-Küste der Guayanas südwärts zur Amazonas-Mündung, in den Anden-Vorbergen des nördlichen und westlichen Columbien sowie entlang der mittelamerikanischen Gebirgsbrücke (Abb. 1). Unter den weniger feuchten Gebieten des zentralen Südamerika ist die Transversalzone Unteramazoniens besonders hervorzuheben. Sie stellt die klimatische Verbindung zwischen den nördlichen und südlichen Savannengebieten her und ist durch eine lange und recht strenge Trockenzeit charakterisiert (Reinke 1962). Zahlreiche heute isolierte Savannen-Enklaven liegen in den Wäldern dieser weniger niederschlagsreichen Querzone (Abb. 1).

Kernareale

Das vergleichende Studium der Verbreitungsgebiete möglichst vieler Vogelarten führt zur Kennzeichnung geographisch-ökologisch ähnlicher Arten, die vermutlich auch historisch zueinander in Beziehung stehen. Indem man Verbreitungsgrenzen eines bestimmten größeren Gebietes auf eine Karte projiziert, werden die Kernareale oder Arealkerne deutlich, in denen viele dieser Arten sympatrisch sind. Falls keine bedeutenden geographischen Verschiebungen oder andere Störungen eingetreten sind, mag das Ausbreitungszentrum der behandelten Gruppe von Arten oder Unterarten innerhalb eines Kernareals liegen, oder das Kernareal stellt das Entstehungszentrum selbst dar. Derartige Verbreitungszentren sind von mehreren Biologen in der Paläarktischen Region (Hultén, Reinig, Stegmann, de Lattin), in Nordamerika (Miller, Udvardy) und in Afrika (Winterbottom) analysiert worden.

Die folgenden Verbreitungszentren oder Kernareale ergaben sich beim Studium der Verbreitungsgebiete von mehreren hundert neotropischen Waldvögeln des Tieflandes, insbesondere von Allospezies amazonischer Superspezies (Haffer 1967, 1969, 1970) [1]:

I. Trans-andine Zentren

Caribische mittelamerikanische Zentren (nördliche und südliche)
Pazifisches mittelamerikanisches Zentrum (Costa Rica)
Pazifisch-columbianisches Zentrum (Chocó-Zentrum)
Caribisch-columbianisches Zentrum (Nechí-Zentrum)
Catatumbo-Zentrum

[1]) Die Namen einiger Zentren habe ich an die von Müller (1972 a) vorgeschlagene Nomenklatur angeglichen.

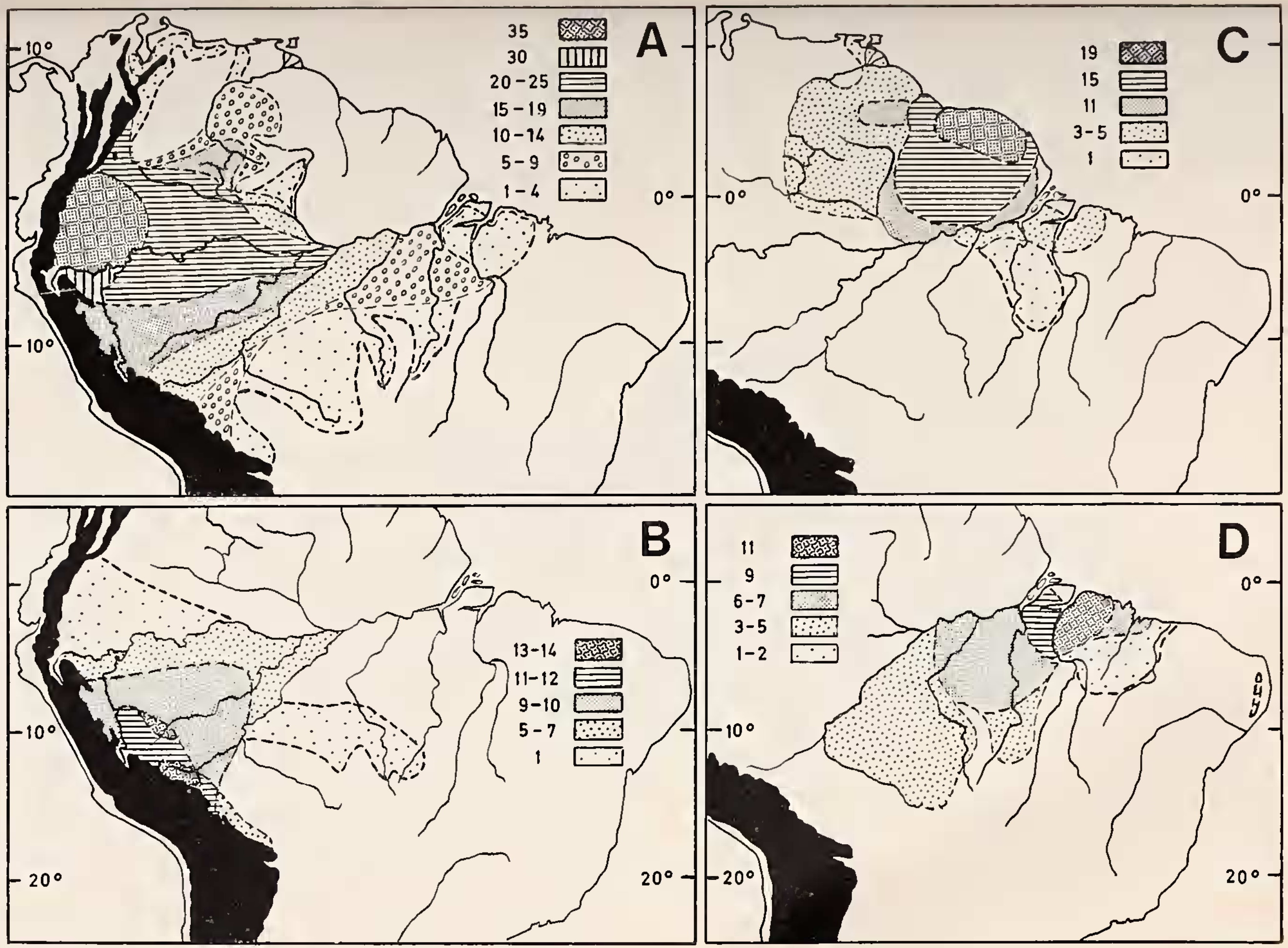


Abb. 2. Wichtige Verbreitungszentren amazonischer Vögel.

Erklärung: A, Oberamazonien (Napo-Zentrum). B, Ostperu (Ost-Peru-Zentrum). C, nordöstliches Amazonien (Guiana-Zentrum oder Guayana-Zentrum). D, südöstliches Amazonien (Pará-Zentrum). Zahlen geben die Anzahl von Arten an. Verbreitungsgebiete von 35 Arten wurden in A übereinandergelegt, von 16 Arten in B, von 19 Arten in C, von 11 Arten in D.

II. Cis-andine Zentren

Oberamazonische Zentren (Napo-Zentrum und ostperuanische Zentren)
Madeira-Tapajóz-Zentren
Guayana-Zentrum
Pará-Zentrum (Belém-Zentrum)
Serra-do-Mar-Zentren

Die wichtigsten Verbreitungszentren der cis-andinen Tiefländer sind das Napo-Zentrum und die Zentren von Ost-Peru in Oberamazonien sowie das Guayana-Zentrum und das Pará-Zentrum in Unteramazonien (Abb. 2). Mit Ausnahme des etwas schwächer entwickelten Pará-Zentrums sind diese Kernareale zoogeographisch fast ebenso wichtig wie die isolierten feuchten Wälder des südöstlichen Brasilien (Serra-do-Mar-Zentren), die durch das trockene Tafelland von Zentral- und Nordost-Brasilien von Amazonien getrennt sind. Weniger ausgeprägte Kernareale liegen im Madeira-Tapajóz und im Imerí-Gebiet. Breite Ströme in Amazonien bilden die Arealgrenzen bei einer Anzahl von Waldvögeln, insbesondere der untere Amazonas selbst und der Unterlauf des Rio Negro, Rio Madeira und Rio Tapajóz (Abb. 2). Jedoch ist die allgemeine Bedeutung der Flüsse als Verbreitungsschranken gering, wenn eine große Anzahl von Arealen verglichen wird.

Sekundäre Kontaktzonen

Sekundäre Kontaktzonen amazonischer Waldvögel lassen die ungefähre Lage früherer ökologischer Schranken erkennen, obwohl die Barrieren selbst durch das erneute Vordringen der Wälder und ihren Zusammenschluß seither verschwunden sind. Kontaktzonen liegen zwischen den großen postulierten Waldrefugien. Wegen der ganz unterschiedlichen Differenzierungsrate verschiedener Arten hatten die in Kontakt kommenden Populationen auch sehr unterschiedliche Stadien im Artbildungsprozeß erreicht. Schwach differenzierte Populationen hybridisierten in ausgedehntem Maße. Andere Populationen hatten so deutliche morphologische, ethologische und/oder ökologische Unterschiede während einer oder mehrerer Isolationsperioden entwickelt, daß eine Hybridisation reduziert war oder gar nicht mehr stattfand. Hatten die betreffenden Partner sowohl sexuelle als auch ökologische Isolation erreicht, dann konnten sie ihre Areale übereinanderschieben und sympatrisch leben. In mehreren Fällen hybridisieren die in Kontakt stehenden Partner nicht oder nur sehr selten, bleiben jedoch parapatrisch, d. h. schließen einander in den Tieflandwäldern Amazoniens geographisch aus, vermutlich weil sie ökologisch konkurrieren. Genaue Geländestudien solcher parapatrischer Arten und ihrer Kontaktzonen sind in Südamerika noch nicht durchgeführt worden.

Kontaktzonen mit Hybridisation: Ich habe die geographische Lage von zahlreichen Kontaktzonen amazonischer Vogelarten und -unterarten kartiert

(Haffer 1969, 1970, 1974). Als Beispiel einer ausgedehnten sekundären Hybridenzone soll hier zunächst die Mischzone zwischen den ober- und unteramazonischen Formen des schwarzen Tukans *Ramphastos vitellinus* be-



Abb. 3. Verbreitung und Hybridisation von *Ramphastos vitellinus* Lichtenstein 1823. *Erklärung:* Die Merkmal-Indizes der untersuchten Populationen wurden mit Hilfe von Linien gleicher Index-Werte konturiert (siehe Text). Die Färbung dieser Tukane ist schwarz *(schwarz)*, weiß *(weiß)*, rot *(gestreift)*, gelb *(weit punktiert)* und blau *(eng punktiert)*. Die Iris der beiden nördlichen Formen ist braun, die von *ariel* ist blau. Berge über 2 000 m Höhen sind schwarz.

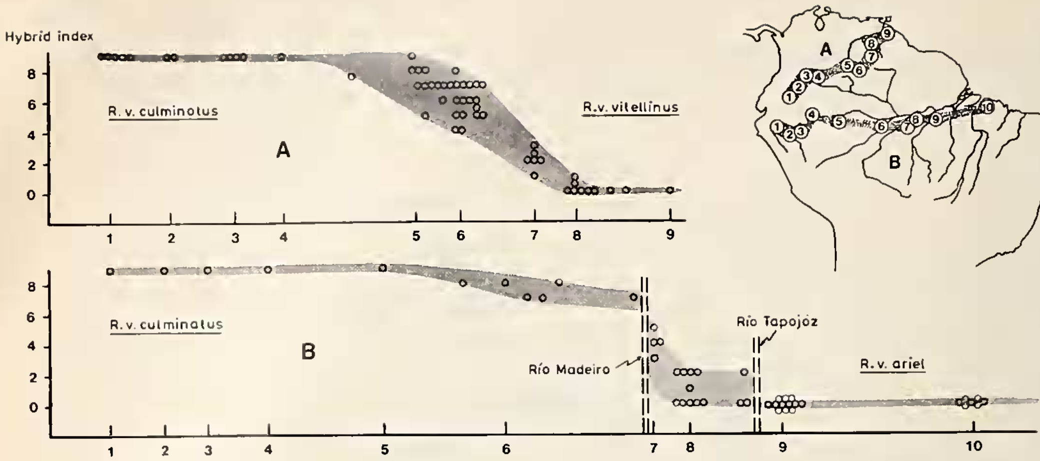


Abb. 4. Gradient der Hybrid-Indexwerte bei *Ramphastos vitellinus* in Nord-Amazonien (A) und Zentral-Amazonien (B).

Erklärung: Jeder offene Kreis stellt ein Exemplar dar. Beachte die steile kontinuierliche Intergradation durch stark variable Mischpopulationen in Süd-Venezuela (A). Eine segmentierte Hybridenzone entlang dem Südufer des Rio Amazonas (B) entstand wahrscheinlich dadurch, daß die breiten Unterläufe des Rio Madeira und Rio Tapajóz den Genfluß erheblich behindern.

sprochen werden (Abb. 3 und 4). Unterschiede in der Farbe der Kehle und Brust, der Oberschwanzdecken, von Schnabel, Iris und Orbitalhaut kennzeichnen drei geographische Subspezies in Oberamazonien *(R. v. culminatus)* und in Unteramazonien nördlich und südlich des Rio Amazonas *(R. v. vitellinus* bzw. *R. v. ariel;* siehe Abb. 3). In einer Analyse dieser Hybridenzone habe ich Index-Werte der Gefiederfärbung von zahlreichen Populationen bestimmt. Benutzte Merkmale erhielten die Werte 0 und 3 bei „reinen" Exemplaren der hybridisierenden Subspezies und 1 oder 2 bei intermediären Stücken. Die Summe der für die Kartierung benutzten drei Merkmale eines Balges (Farbe von Brust, Schnabel und Oberschwanzdecken) ergab den Hybrid-Index des Exemplares (0 bis 9). Der durchschnittliche Hybrid-Index der untersuchten Populationen wurde bestimmt, auf einer Karte markiert und später konturiert (Abb. 3). Weitere Einzelheiten sind bei Haffer (1974) besprochen.

Stark variable Mischpopulationen bewohnen die Wälder Zentralamazoniens, wo die östlichen Formen *vitellinus* und *ariel* den westlichen *culminatus* trafen. Gewisse Färbungstypen in diesen Hybridenzonen wurden früher mit eigenen „Subspezies"-Namen bezeichnet *(R. v. „osculans", „berliozi", „theresae").* Im oberen Rio-Orinoco-Gebiet ähnelt die Schnabelfärbung der meisten Vögel der von *culminatus*, jedoch ist bei einer Anzahl von Exemplaren das ganze Basalband wie bei *vitellinus* blau. Die Brust ist weiß mit einer in Intensität und Ausdehnung sehr variablen Gelb- oder Orangefärbung im zentralen Teil. Die Oberschwanzdecken variieren in der Färbung von rot mit gelber Basis über gelb mit roter Spitze bis zu rein gelb. Die Breite des roten Brustbandes variiert ebenfalls auffällig zwischen 20 und

40 Millimetern. Die Hybridenzone ist recht schmal im gebirgigen Süd-Venezuela, wo relativ kleine Populationen in engen Tälern in Kontakt stehen. Massive Introgression ist aus diesem Grunde hier wahrscheinlich verhindert. Der breite untere Rio Negro erschwert ebenfalls den Genfluß erheblich, weshalb fast reine Populationen von *culminatus* und *vitellinus* das westliche bzw. östliche Ufer nahe der Mündung bewohnen. Einen ähnlichen Schranken-Effekt des Unterlaufes der südlichen Amazonas-Zuflüsse Rio Madeira und Rio Tapajóz zeigen die Karte (Abb. 3) und das Diagramm dieser Hybridenzone (Abb. 4), die in diesem Gebiet offenbar durch Genfluß-Behinderung stark segmentiert ist. Die Schrankenwirkung dieser Flüsse verschwindet weiter südlich, wo die relativ breite und unsegmentierte Hybridenzone über den wesentlich schmäleren Oberlauf des Rio Tapajóz und des Rio Xingú nach Osten schwingt. Eine Hybridisierung der Populationen, die die Wälder nördlich (*v. vitellinus*) und südlich (*v. ariel*) des unteren Rio Amazonas bewohnen, wird durch die Isolationswirkung dieses breiten Stromes verhindert. *R. v. vitellinus* und *ariel* sind jedoch als potentiell kreuzungsfähig anzusehen, da beide mit derselben Subspezies *R. v. culminatus* im zentralen Amazonien hybridisieren.

Ähnliche Hybridenzonen wie bei *Ramphastos vitellinus* sind ebenfalls entwickelt bei dessen größerem Verwandten *R. tucanus* (Abb. 5). Diese Art unterscheidet sich von *R. vitellinus* vor allem durch die ganz abweichende Stimme, während die Färbung bei einigen Subspezies beider Arten große Ähnlichkeiten aufweist. Auch *R. tucanus* bewohnt das ganze Amazonien, ist jedoch im Gegensatz zu *R. vitellinus* nicht nach Südost-Brasilien vorgedrungen.

Die *tucanus*-Populationen in Oberamazonien haben schwarze Schnabelseiten und kräftig gelb gefärbte Oberschwanzdecken (*R. t. cuvieri*). Bei den Populationen im nordöstlichen Südamerika und im Mündungsgebiet des Rio Amazonas sind die Schnabelseiten dunkelrot und die Oberschwanzdeckfedern fahl zitronengelb gefärbt (*R. t. tucanus*). Stark variable, intermediäre Populationen bilden ausgedehnte Hybridenzonen in Süd-Venezuela und südlich des unteren Rio Amazonas (Abb. 5). Hier sind die Schnabelseiten in unterschiedlicher Ausdehnung schwarz gefärbt und erhielten in meiner Analyse je nach Ausdehnung der Rotfärbung die Index-Werte 1, 2, 3 oder 4. Null ist rein schwarz (*cuvieri*) und 5—6 ist rot oder orangerot (*tucanus*); weitere Einzelheiten sind bei Haffer (1974) besprochen. Die nördliche Mischzone verschmälert sich auffällig im Tal des unteren Rio Negro, der anscheinend den Genfluß erheblich behindert ebenso wie der breite untere Rio Amazonas selbst. Eine Hybridenzone ist südlich des Rio Amazonas zwischen den Nebenflüssen Rio Madeira und Rio Tocantins entwickelt. Die Populationen des unteren Tapajóz-Tales haben ausgedehnt schwarze Schnabelseiten mit einem stark variablen, 2 bis 5 cm langen roten Fleck im proximalen Teil des Oberschnabels und sind als eigene Subspezies *R. t. „oblitus"* beschrieben worden. Die Ausdehnung der Rotfärbung der Schnabelseiten nimmt östlich des Rio Tapajóz rasch zu, wie die von mir untersuchten Exemplare vom Rio Xingú und Rio Tocantins zeigen. Eigenartigerweise zeigen die Populationen am Ostfuß der Anden von Bolivien und Peru eine ähnlich variable Schnabelfärbung und mögen vor nicht allzu langer Zeit mit den Mischpopulationen Unteramazoniens in Verbindung gestanden haben. Heute ist diese mutmaßliche Verbindung in Zentral-Brasilien unterbrochen, wo die Schnabelseiten fast oder ganz schwarz gefärbt sind. Es sei erwähnt, daß mit der Schnabelfärbung auch die kräftig schwefelgelbe Farbe der Oberschwanzdecken (*cuvieri*) im Bereich der Mischpopulationen in das fahle Gelb von *R. t. tucanus* übergeht. Ebenso beobachtet man eine graduelle Größenabnahme dieses Tukans von Oberamazonien (*cuvieri*) ostwärts zum Mündungsgebiet des Rio Amazonas, wo die reinen *tucanus*-Populationen deutlich kleiner sind. Durchschnittswerte der Flügel- und Schnabellänge sind bei *cuvieri* in Oberamazonien 251 bzw. 183 mm und bei *tucanus* 235 bzw. 163 mm.



Abb. 5. Verbreitung und Hybridisation von *Ramphastos tucanus* Linnaeus 1758.

Erklärung: Die Indexwerte der Oberschnabelfärbung wurden mit Hilfe von Linien gleicher Schwarz/Rot-Verteilung konturiert (siehe Text). Die Färbung dieser Tukane ist schwarz *(schwarz)*, weiß *(weiß)*, rot *(gestrichelt)*, gelb *(weit punktiert)* und blau *(eng punktiert)*. Die Iris ist braun bei beiden Subspezies. Berge über 2 000 m sind schwarz.

Ein Vergleich der Hybridisation der Subspezies von *Ramphastos vitellinus* und *R. tucanus* zeigt sowohl Übereinstimmungen als auch Unterschiede. Die Situation ist sehr ähnlich im nördlichen Amazonien, wo in beiden Fällen oberamazonische und guayanische Formen in Süd-Venezuela in Kontakt kamen. Der gebirgige Charakter dieses Gebietes (Roraima-Tafelberge) und die Schrankenwirkung des unteren Rio Negro bestimmten den Genfluß bei beiden Arten in übereinstimmender Weise. Auffällige Unterschiede ergeben sich im südlichen Unteramazonien. Bei der größeren Art konnten *cuvieri*-Populationen weit ostwärts in das Tapajóz-Xingú-Gebiet vordringen, da im Gegensatz zu *R. vitellinus* südlich der Amazonas-Mündung kein Vertreter von *R. tucanus* vorhanden war und der guayanische *tucanus* selbst bei seiner südwärtigen Ausbreitung durch den unteren Amazonas aufgehalten wurde. Andererseits bestimmte im Falle von *R. vitellinus* der Vertreter des südlichen Unteramazonien *(ariel)* die Lage der Hybridenzone in Zentral-Brasilien. Die Schrankenwirkung der Unterläufe des Rio Tapajóz und Rio Madeira auf den Genfluß ist stärker bei dem kleinen *R. vitellinus* als bei dem großen *R. tucanus*.

Kontaktzonen ohne Hybridisation: Kontaktzonen parapatrischer Arten ohne Hybridisation in Amazonien habe ich in einer früheren Veröffentlichung besprochen (Haffer 1970): bei Papageien der *Pionopsitta-caica*-Superspezies, bei den roten *Phoenicircus*-Arten, der *Xipholena-punicea*-Superspezies, bei Schmuckvögeln der *Pipra-aureola*-Superspezies und der *P.-erythrocephala*-Superspezies.

Hier sei als weiteres Beispiel die *Galbula-galbula*-Superspezies erwähnt (Abb. 6), deren zahlreiche geographische Vertreter fast die gesamten Tropen der Neuen Welt besetzen und zumeist einander geographisch ausschließen, ohne zu hybridisieren. Diese schlanken, goldgrün schillernden Jacamare messen etwa 15 cm vom Kopf bis zur Schwanzspitze und leben im feuchten Tiefland paarweise entlang von Bächen und Flüssen, wo sie ihre Nesttunnel in Uferböschungen graben. Manche geographischen Vertreter gehen weit in wechselfeuchte Savannen-Gebiete hinein, wo ihnen die schmalen Galeriewälder entlang der Wasserläufe genügend Schutz bieten. Von ihrem einige Meter hohen Ansitz machen diese Vögel Jagd auf vorüberfliegende Schmetterlinge und andere Insekten.

Wir unterscheiden innerhalb dieser Superspezies eine oberamazonische Gruppe mit vorwiegend grüner Kehle *(tombacea, cyanescens, pastazae)* und die *galbula*-Gruppe, die das übrige Südamerika (plus Mittelamerika) bewohnt und eine ausgedehnt weiße (♂) bzw. gelblichbraune (♀) Kehle hat: *galbula, rufoviridis, ruficauda, melanogenia* (Tabelle 1). Die letzten beiden Formen stehen in Nordwest-Columbien in sekundärem Kontakt und bilden entlang einiger Flußtäler Mischpopulationen; daher sind sie konspezifisch (Haffer 1967 a). Wir sehen auch die brasilianische Form *rufoviridis* wegen

der Ähnlichkeit der Gefiederfärbung als Subspezies von *ruficauda* an, obwohl der Beweis durch das Naturexperiment der Hybridisation entlang einer sekundären Kontaktzone nicht gegeben ist, denn beide Formen sind durch das Areal von *G. galbula* weit voneinander getrennt. Die Populationen der nördlichen *G. r. ruficauda* haben ein breites ökologisches Spektrum und bewohnen neben feuchten Wäldern auch Ufergebüsch und lichte



Abb. 6. Verbreitung der *Galbula- galbula*-Superspezies

Erklärung: Offene Quadrate — *G. galbula*. Sterne — *G. r. ruficauda* + *r. brevirostris* + *r. pallens*, die klinale Formen darstellen; nur periphere Fundorte dieser häufigen Vögel sind eingezeichnet. Siehe Spezialkarte für Nordwest-Columbien bei Haffer (1967 a). Dreiecke — *G. r. rufoviridis* + *r. heterogyna* (Ost-Bolivien). Offene Kreise, gekreuzt — *G. cyanescens* (cy). Offene Kreise — *G. tombacea* (to.) Kreuze — *G. pastazae* (pa). Die Gefiederfärbung ist vorwiegend schillernd goldgrün (gestreift) mit rotbraunem (♂) Unterkörper (punktiert), die Kehle ist bei den meisten Formen weiß (♂, weiß). Die Weibchen haben rötlichgelbe Kehle und Abdomen. Berge über 2 000 m Höhe sind schwarz. Buchstaben bezeichnen Lokalitäten, die bei Haffer (1974) besprochen sind.

Tabelle 1: Farbmerkmale adulter Männchen der *Galbula-galbula*-Superspezies

Art bzw. Unterart	Kehle	Kinn	Oberkopf	Schwanz
G. galbula	Weiß; gelegentlich durch vereinzelte grüne Federspitzen leicht gefleckt	Schwärzlich	Grün wie der Rücken, oft teilweise blau	Metallisch blaugrün schillernd, Unterseite schwärzlich
G. r. ruficauda	Wie oben	Gelblich braun	Grün wie der Rücken	2 mittlere Schwanzfedern grün, der Rest rötlich braun
G. r. melanogenia	Wie oben	Schwärzlich	Grün wie der Rücken	4 mittlere Schwanzfedern grün, der Rest rötlich braun
G. r. rufoviridis	Wie oben, aber die grüne Fleckung dichter und häufiger auftretend	Weiß	Grün wie der Rücken, teilweise blau	4 mittlere Schwanzfedern grün, der Rest rötlich braun mit grüner Spitze, insbesondere auf der Außenfahne von Nummer 4 und 5.
G. tombacea	Schillernd grün wie die Brust	Weiß	Rauchbraun, bläulich schillernd auf dem Hinterkopf	Wie oben, aber die grünen Spitzen reduziert.
G. cyanescens	Schillernd grün wie die Brust	Kinn und obere Brust weiß gefleckt	Grün wie der Rücken, oft teilweise blau	Wie oben
G. pastazae	Schillernd grün wie die Brust	Wie oben	Wie oben	Wie oben, aber die grüne Spitze von Nummer 5 noch stärker reduziert oder fehlend und einheitlich rotbraun.

Trockenwaldungen von Savannengebieten. Dadurch kam es wahrscheinlich zu einem räumlich begrenzten Überlappen der Areale von *G. ruficauda* und der mehr an die Wälder gebundenen *G. galbula* in Guyana (früher British Guiana). Hier wurde die erstere Art im Gebiet isolierter Savannen südlich bis zum oberen Rio-Branco-Tal vereinzelt festgestellt, d. h. in Biotopen, die von *G. galbula* wahrscheinlich gemieden werden. Einzelheiten des sympatrischen Vorkommens dieser beiden Arten und ihre gegenseitigen Beziehungen in Guyana sind noch unbekannt.

Von den grünkehligen Arten bewohnt *G. tombacea* den nördlichen und *G. cyanescens* den südlichen Teil Oberamazoniens. *G. pastazae* ist eine lokale Art, die am östlichen Abhang der Anden von Ekuador die obere tropische und untere subtropische Zone bewohnt. Sie ist der einzige Jacamar, der in den montanen Lebensbereich vorgedrungen ist; alle anderen Arten dieser Familie sind Bewohner des Tieflandes.

Die Arten der *G. galbula*-Superspezies schließen einander geographisch aus, wo sie in Kontakt kommen, weil sie vermutlich ökologisch konkurrieren. Ich habe keine Hybriden unter den zahlreichen untersuchten Exemplaren gefunden, die in der Nähe des Kontaktes zweier Allospezies gesammelt wurden. In Zentral-Amazonien trennen breite Flüsse mehrere Verwandte der *galbula*-Superspezies. In jedem Falle ist es aber sehr wahrscheinlich die ökologische Konkurrenz mit einem geographischen Vertreter, die ausschlaggebend für das parapatrische Verbreitungsmuster ist. So würde das kleine, von *G. galbula* besetzte Areal südlich des Rio Amazonas zwischen dem Unterlauf von Rio Madeira und Rio Tapajóz sicher von dem südlichen *rufoviridis* eingenommen werden, falls *galbula* dieses Gebiet aufgeben sollte. Ebenso ist es bei *G. cyanescens*, dessen Areal *rufoviridis* zumindest teilweise besetzen würde, falls die erstere Art verschwinden sollte.

Die Karte der *G.-galbula*-Superspezies zeigt deutlich, daß in Amazonien breite Flüsse bei weitem nicht alle Verbreitungsgrenzen bei parapatrischen Arten bilden. In vielen Fällen bestehen zwischen Flüssen und Verbreitungsgrenzen gar keine Beziehungen, wie hier z. B. beim oberen Rio Amazonas und der Grenze zwischen *G. tombacea* und *cyanescens*. Ergänzende Einzelheiten der Verbreitung der *G.-galbula*-Superspezies sind bei Haffer (1974) besprochen.

Als weiteres Beispiel einer amazonischen Superspezies, deren Vertreter entweder hybridisieren oder ökologisch konkurrieren, seien die Trompetervögel (*Psophiidae*) erwähnt. Diese gehören in die Verwandtschaft der Kraniche und Rallen und wirken wie große Hühner mit verlängerten Beinen und Hals. Das Gefieder ist samtschwarz; die Schulterfedern und inneren Armfedern sind bei den drei parapatrischen Arten grau, weiß, ockerfarben, grün oder braun. Die einander geographisch vertretenden

Formen unterscheiden sich weiterhin durch die Farbe des Schnabels, des Vorderhalses und der Flügeldeckfedern (Tabelle 2). Haverschmidt (1964) und Sick (1969) haben unser spärliches Wissen über die Biologie dieser weit verbreiteten und relativ häufigen Vögel zusammengefaßt.

Trompetervögel sind schlechte Flieger und bleiben im dunklen Waldesinnern, wo sie sich durch dumpf trompetende oder trommelnde Rufe bemerkbar machen. Die geselligen Vögel bilden Trupps bis zu 50 Exemplaren, die tagsüber in Bodennähe verweilen und in Bäumen nächtigen. Wegen ihrer versteckten Lebensweise in den Wäldern bilden breite Flüsse Amazoniens wirksame Verbreitungsschranken für mehrere Arten und Unterarten (Abb. 7). *Psophia leucoptera* bewohnt das obere Amazonien südlich des Rio Marañón und Solimões ostwärts bis zum Rio Madeira. Im Westen geht diese Art bis in die bewaldeten Täler der andinen Vorberge von Peru und Bolivien. Das südliche Unteramazonien ist von *P. viridis* besetzt, die sich auffällig von *P. leucoptera* unterscheidet (Tabelle 2 und Abb. 7). Populationen von *P. viridis*, die gegenüberliegende Ufer der breiten Unterläufe vom Rio Tapajóz, Xingú und Tocantins bewohnen, unterscheiden sich in Einzelheiten der Gefiederfärbung und sind als Subspezies beschrieben worden: *P. v. viridis, P. v. dextralis, P. v. interjecta, P. v. obscura* (Abb. 7). Dr. H. Sick (Rio de Janeiro, *in litt.*) hat mehrere Exemplare im zentralbrasilianischen Quellgebiet der südlichen Nebenflüsse des unteren Amazonas gesammelt: 2 ♂ und 5 ♀ bei Jacaré und Diauarúm am östlichen Ufer des oberen Rio Xingú sowie 2 ♂ vom Rio Cururú, östlich des oberen Rio Tapajóz. Diese Exemplare sind sehr ähnlich typischen Stücken von *P. v. dextralis* vom Rio Curuá, der zwischen dem Tapajóz und dem Xingú in den Amazonas fließt. Jedoch haben die Ränder der Oberflügeldecken bei 2 ♀ vom Xingú und 1 ♂ vom Cururú etwas bläulichen Glanz, eine schwache Andeutung der leuchtend blauglänzenden entsprechenden Federränder bei den westlich anschließenden Populationen von *P. v. viridis*. Eine Sichtbeobachtung des Trompetervogels in den Wäldern zwischen dem oberen Rio Xingú und Rio das Mortes (Fry 1970; auf Abb. 7 in Klammern gesetzt) ist der südöstlichste Nachweis in Brasilien.

Nördlich des Rio Amazonas lebt *Psophia crepitans*, die graue Schulterfedern hat außer der Population südlich des unteren Rio Negro, bei der diese Federn ockerfarben sind *(P. c. ochroptera)*. Intermediäre Exemplare zwischen der oberamazonischen *P. c. napensis* und der östlichen Form *P. c. crepitans* wurden im Gebiet des oberen Orinoco gesammelt. Bei drei Vögeln von der Mündung des Caño Casiquiare in den Rio Guainía (im American Museum of Natural History, New York) sind zwei typisch für *napensis*, während der dritte die Brust stark blauviolett getönt hat ähnlich wie bei *crepitans*. Der Einfluß von *crepitans* erstreckt sich westwärts bis zum Fuß der Anden, von wo gesammelte Exemplare zu dieser Form gestellt wurden (V der Abb. 7; Villavicencio, San Martín, Rio Ariari; de Schauen-



Abb. 7. Verbreitung der Trompetervögel (Psophiidae); die *Psophia-crepitans*-Superspezies.

Erklärung: Dreiecke — *P. c. crepitans.* Offene Sterne — *P. c. napensis.* Geschlossene Sterne — *P. c. ochroptera.* Offener Stern in schwarzem Kreis — *P. c. napensis* ⪌ *ochroptera.* Offene Quadrate — *P. leucoptera.* Kreuze — *P. v. viridis.* D — *P. v. dextralis.* I — *P. v. interjecta.* Offene Kreise — *P. v. obscura.* Symbole in Klammern bedeuten Sichtbeobachtungen ohne Balgbeleg. Berge über 2 000 m Höhe sind schwarz. Die verlängerten Schulterfedern und inneren Armfedern sind bei *P. crepitans* grau, bei *P. leucoptera* weiß und bei *P. v. viridis* grün. Das Körpergefieder ist ausgedehnt samtschwarz. Weitere Einzelheiten im Text.

Tabelle 2: Farbmerkmale der Trompetervögel (Psophiidae); die *Psophia-crepitans*-Superspezies

Art bzw. Unterart	Verlängerte Schulterfedern und innere Armfedern	Rand der Flügeldeckfedern	Unterhals und Oberbrust	Schnabel [1])	Füße [1])
P. c. crepitans	Grau, Unterrücken ockerfarben	Schwarz	Schillernd blauviolett und grün	„Black, greenish basally"	„Pale seagreen", „Dark olivegreen marked with light green"
P. c. napensis	Hellgrau, Unterrücken ockerfarben	Purpurgrün	Purpurn	Dunkel	Grünlich
P. c. ochroptera	Ockerfarben	Purpurgrün	Purpurn	Schwarz und grün oder „dusky brown"	Blaß graugrün
P. leucoptera	Weiß, gelegentlich ockerfarben getönt	Violettblau	Nur Unterhals rötlich violett	„Peagreen, base and culmen yellow"	„Dull green", „Olive blue"
P. v. viridis	Grün	Violettblau	Violett	Grünlich gelb	Gelblich grün, hellgrün
P. v. obscura	Braun	Reduzierte violette Ränder	Reduzierter violetter Schiller	Schwarz mit grünen Stellen	Schwärzlich

[1]) Angaben in Anführungszeichen entstammen Sammlungsetiketten.

see 1948—1952). Die Population der Serranía de la Macarena, südlich von Villavicencio in Südost-Columbien, zeigt einen starken Einfluß von *crepitans,* obwohl sie der Form *P.* c *napensis* näher steht. Bei 10 Exemplaren aus diesem Gebiet, die das Instituto de Ciéncias Naturales (Universidad Nacional, Bogotá) besitzt, sind die Flügeldeckfedern breit purpurgrün gerandet und die Farbe des Unterhalses variiert von dunkel purpurn wie bei *napensis* bis zu schillernd grün und blauviolett wie bei *crepitans.*

Die Form *ochroptera* bewohnt das Gebiet zwischen dem unteren Rio Negro und dem Rio Solimões. Sie ist bisher als Subspezies der südlichen Art *P. leucoptera* angesehen worden. Jedoch zeigen der dunkle Schnabel, die purpurn schillernden Federn des Unterhalses und der Brust sowie die purpurgrün gerandeten Flügeldeckfedern eine nähere Verwandtschaft mit *P. c. napensis* (Tabelle 2). Intermediäre Exemplare dieser beiden Formen liegen vor vom Mt. Curycuryarí im oberen Rio-Negro-Tal (American Museum of Natural History, New York; siehe den offenen, schwarz umrahmten Stern der Abb. 7). Unter drei Exemplaren von dieser Lokalität sind 2 Vögel typisch für *napensis,* während ein Weibchen bräunlichgelb getönte Schulterfedern und innere Armfedern hat und daher zwischen *napensis* und *ochoptera* steht. Die letztere Form mag eine klinale Subspezies der oberamazonischen *P. c. napensis* darstellen und sollte in die Art *Psophia crepitans* einbezogen werden.

Wenn auch der Rio Amazonas und der Rio Madeira die Areale der Arten *Psophia crepitans, leucoptera* und *viridis* voneinander trennen, so ist es trotzdem wahrscheinlich, daß interspezifische Konkurrenz ein sympatrisches Vorkommen dieser Vögel verhindert und nicht die Schrankenwirkung der genannten Flüsse. Ohne Konkurrenzverhalten dieser Arten würden die Flüsse im Oberlauf umgangen werden und es würde zum Überlappen der Areale kommen. Umgekehrt, im Falle der absoluten Schrankenwirkung amazonischer Flüsse auch im Oberlauf, wären Verbreitungslücken zu erwarten, die nicht vorhanden sind. Vielmehr ist ganz Amazonien besetzt und zahlreiche Flüsse, deren breite Unterläufe wirkliche Ausbreitungsschranken darstellen, werden im Mittellauf gequert oder im Oberlauf umgangen bis zum Aufeinandertreffen der Arten. Da die Flüsse sicher partielle Ausbreitungshindernisse darstellen, haben sich die Arealgrenzen hier stabilisiert. Dadurch wird aktive Konkurrenz vermieden. Dasselbe gilt für viele andere Superspezies amazonischer Vögel und Säugetiere.

Zahlreiche sekundäre Kontaktzonen treten gehäuft in einigen Gebieten Amazoniens auf und zeigen an, daß hier ganze Faunen in Berührung kamen und fusionierten („Suturzonen" von Remington 1968). Eine derartige Faunenintegration fand wahrscheinlich in Zentral-Amazonien statt (Abb. 8). Zahlreiche oberamazonische und guayanische Arten und Unterarten kamen in Süd-Venezuela und Nord-Brasilien in Kontakt. Nahe dem Amazonas-Fluß

trennt in allen Fällen der Rio Negro die östlichen und westlichen Formen. Weitere Suturzonen gibt es südlich des oberen Amazonas, wo Formen aus Ost-Ekuador und Ost-Peru zusammentrafen sowie im Urabá-Gebiet von Nordwest-Columbien. Hier kamen westcolumbianische Formen mit Verwandten aus Mittelamerika oder aus Amazonien in Kontakt (Haffer 19.. a, b).

Waldrefugien

Mit Hilfe der oben diskutierten indirekten Hinweise, die sich aus der ungleichmäßigen regionalen Regenverteilung und aus dem Verbreitungsmuster amazonischer Vögel ergaben, habe ich die wahrscheinliche Lage von 15 quartären Waldrefugien oder Gruppen von Refugien in den Tiefländern von Mittel- und Südamerika rekonstruiert (Abb. 8; Haffer 1967 a, 1969, 1970, 1974). Diese Waldrefugien stellen sehr wahrscheinlich die Differenzierungszentren zahlreicher Arten und Unterarten von neotropischen Vögeln und anderen Waldtieren dar. Berghänge über vermuteten Tieflandrefugien waren wahrscheinlich ebenfalls feucht und bewaldet und dienten der montanen Fauna als Refugien. Weitere Montanwald-Refugien existierten wahrscheinlich an exponierten feuchten Hängen und hatten keine direkten Beziehungen zu den Refugien am Fuß der Gebirge.

Direkte Hinweise für die Existenz der angenommenen Waldrefugien gibt es noch nicht. Zukünftige palynologische und geomorphologische Untersuchungen mögen das ununterbrochene Vorkommen von Wäldern in den hier als Refugien bezeichneten Räumen andeuten im Gegensatz zu den Gebieten zwischen den Refugien, wo sich Savannen wiederholt auf Kosten der Wälder ausgedehnt haben. Einige direkte Befunde aus diesen interrefugialen Gebieten wurden oben besprochen (S. 90 und Abb. 1). Jedoch bleiben Vermutungen über die unterschiedliche Ausdehnung der Refugien während Zeiten stärkster Waldreduktion noch ebenso spekulativ wie Annahmen über die ökologischen Bedingungen in den Refugien selbst.

Neue Befunde an anderen amazonischen Waldtieren und Pflanzen

Biogeographische Untersuchungen an amazonischen Eidechsen, Schmetterlingen, Fliegen und Säugetieren stützen meine Interpretationen der pleistozänen Differenzierung der neotropischen Vogelfauna. In einer Analyse der Populationsstruktur der weit verbreiteten südamerikanischen Eidechse *Anolis chrysolepis* haben Vanzolini & Williams (1970) Gebiete mit einheitlicher Merkmalsausprägung kartiert, die getrennt werden durch Zonen starker morphologischer Variabilität. Die genannten Autoren erklärten diese Situation durch sekundäre Intergradation von Populationen, die während mehrerer Perioden starker Waldreduktion in geographischer



Abb. 8. Pleistozäne Waldrefugien als Differenzierungszentren amazonischer Waldvögel und die Lage von sekundären Kontaktzonen.

Erklärung: Hell schattiert — feuchter tropischer Tieflandswald. *Dunkel schattiert* — vermutete Waldrefugien. *Buchstaben bedeuten:* G, Guatemala-Refugium. C, Costa Rica-Refugium. D, Dulce-Refugium, CH, Chocó-Refugium. N, Nechí-Refugium. CA, Catatumbo-Refugium. V, Nord-Venezuela-Refugium. I, Imerí-Refugium. M, Madeira-Tapajóz-Refugien. Reihen offener *Kreise* bezeichnen die Lage sekundärer Kontaktzonen. Offene *Pfeile* kennzeichnen die Ausbreitungsrichtung der Waldfaunen. *1* — Faunistisches Mischgebiet des nordzentralen Amazonien. *2* — Mischgebiet des südlichen Amazonien. 3 — Mischgebiet im südlichen Oberamazonien. *4* — Mischgebiet von Nordwest-Columbien. Gebirge über 2 000 m Höhe sind schwarz.

Isolation differenziert worden sind, und rekonstruierten Waldrefugien, die erstaunlich gut mit den von mir für Vögel vorgeschlagenen Refugien übereinstimmen.

Beim Studium der geographischen Variation und Hybridisation verschiedener Formen der farbenprächtigen Schmetterlinge *Heliconius melpomene* und *H. erato* kam Turner (1971, p. 254) zu dem Ergebnis, daß „the distribution of races in these species is most readily explained as a result of subspeciation occurring as a result of the isolation of populations during climatic cycles accompanying glacial periods ... Subsequent spread of races would result in the polymorphic hybrid areas which we see today ..." Weitere Einzelheiten über Verbreitung und Hybridisation dieser neotropischen Schmetterlinge haben Brown et al. (1972) veröffentlicht. Nach Turner (l. c.) führte das sekundäre Überlappen der Areale von Formen, die schon den Artstatus erreicht hatten, zu dem komplizierten Muster mimetischer Arten in diesem Genus. Die Differenzierungszentren, die diese Autoren Brown et al. 1974) für *Heliconius*-Schmetterlinge in Amazonien rekonstruiert haben, stimmen ebenfalls gut mit unseren Waldrefugien überein.

Spassky et al. (1971) besprachen die neotropische Verbreitung von 6 Schwesterarten der *Drosophila-willistoni*-Gruppe und von 6 Semispezies des *D.-paulistorum*-Komplexes. Diese Autoren kamen zu dem Ergebnis, daß verschiedene Arten und Unterarten sehr wahrscheinlich in den für Waldvögel vorgeschlagenen pleistozänen Refugien entstanden sind. Winge (1972) hat kürzlich eine ähnliche Ansicht vertreten.

Das Verbreitungsmuster verschiedener Gruppen von amazonischen Säugetieren sowie die Lage und Art ihrer sekundären Kontaktzonen deuten an, daß die letzte artliche und subspezifische Differenzierung auch dieser Tiere wahrscheinlich das Ergebnis geographischer Isolation von begrenzten Populationen in den genannten pleistozänen Waldrefugien ist. Beispiele sind die cis- und trans-andinen Marmoset-Äffchen *(Saguinus)*, die neotropischen Brüllaffen *(Alouatta)*, die Kapuzineraffen der *Cebus-albifrons*-Superspezies sowie die beiden neotropischen Tapire *Tapirus terrestris* und *T. bairdii*, die in Nordwest-Columbien in Kontakt kommen. Weitere Einzelheiten sind bei Haffer (1974) besprochen.

In seiner überregionalen Analyse der Verbreitung von zahlreichen Wirbeltieren des neotropischen Raumes unterteilte Müller (1972 a, 1973) das Waldgebiet des zentralen Südamerika in die 4 großen zoogeographischen Regionen von Guayana, Pará, Madeira und Amazonas. Im zentralen Teil jeder dieser Regionen liegen unsere Ausbreitungszentren (Refugien): das Guiana-, das Pará- oder Belém-Refugium, die Madeira-Tapajóz-Refugien. Müllers Amazonas-Region umfaßt das gesamte riesige Amazonas-Tiefland oberhalb des Rio Negro und des Madeira-Flusses, wo unsere Refugien von Imerí, Napo und Ostperu liegen.

Prance (1974) hat kürzlich erste botanische Daten zur Rekonstruktion pleistozäner Waldrefugien in Südamerika zusammengestellt. In dieser phytogeographischen Untersuchung von 4 Familien (Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae und Lecythidaceae) analysierte der Autor Verbreitungszentren, die in ihrer Lage erstaunlich gut mit den von Zoologen vorgeschlagenen Zentren übereinstimmen. Es ist interessant, daß auch diese phytogeographische Arbeit unsere historische Interpretation der Differenzierung der amazonischen Lebewelt unterstützt.

Vogelfauna amazonischer Savannen

Eine Reihe von charakteristischen Vogelarten ist auf das Tafelland von Zentral-Brasilien beschränkt und fehlt auf den kleinen isolierten Savannen im Amazonas-Tal sowie auf den Grasebenen des nördlichen Südamerika, z. B. der südamerikanische „Strauß", *Rhea americana*, die Seriema, *Cariama cristata*, der Campobohrer, *Geobates poecilopterus*, und andere. Viele weitere Vogelarten des offenen Landes leben jedoch sowohl auf den Savannen nördlich als auch südlich des Amazonas-Waldes. Trotz der weiten Trennung von über 2 000 Kilometern sind viele nördliche Populationen nur wenig differenziert, wie z. B. Unterarten der Tyrannen *Machetornis rixosus*, *Idioptilon margaritaceiventer* und *Fluvicola pica*, der Finken *Sporophila plumbea*, *Sicalis flaveola*, *Coryphospingus pileatus* und andere.

Diese Situation und die geringe Zahl von endemischen Vogelarten bei gleichzeitigem Fehlen von endemischen Gattungen in der venezolanisch-ostcolumbianischen Savannenfauna deuten auf eine relativ junge direkte Verbindung der nördlichen und südlichen Savannengebiete mit einem intensiven Austausch ihrer Faunen quer durch das Amazonas-Tiefland (Haffer 1967 c, 1969). Das wird ebenfalls angedeutet durch die zahlreichen isolierten Savannen in der relativ trockenen Querzone von Unteramazonien im Gebiet von Obidos-Santarém (Abb. 1). Die westlichen und östlichen Wälder waren wahrscheinlich durch diese Trockenzone mehr oder weniger vollständig getrennt während der letzten ariden Klimaphase, 4 000 bis 2 500 Jahre vor der Gegenwart, als sich die Savannen in Unteramazonien auf Kosten der Wälder erheblich ausgedehnt hatten (Bigarella 1965).

Die Vogelfaunen der gegenwärtig reduzierten Savannen innerhalb der Amazonas-Wälder wurden wahrscheinlich von ihren Elternpopulationen während der letzten Waldexpansion vor etwa 2 400 Jahren isoliert und manche sind schon auffällig differenziert, wie z. B. der kleine Papagei *Aratinga pertinax paraensis* auf einer cerrado-Enklave im Gebiet des oberen Rio Tapajóz, der brasilianische Tyrann *Euscarthmus rufomarginatus savannophilus* auf der Sipaliwini-Savanne des südlichsten Surinam, der Stachelschwanz *Synallaxis (Poecilurus) kollari* auf der Savanne des oberen

Rio Branco und viele andere. Allerdings mag in einigen dieser Fälle die Differenzierung schon vor der letzten Isolierung ihres Wohngebietes begonnen haben.

Auch das Vorkommen der Klapperschlange *Crotalus durissus* auf zahlreichen isolierten Savannen in Amazonien ist ein indirekter Hinweis auf eine frühere Verbindung dieser Savannen, da diese Schlange Regenwälder strikt meidet (Müller 1972 a). Auch die Flora der amazonischen campos ähnelt derjenigen des nördlichen und zentralen Südamerika, weshalb auch Botaniker Waldreduktionen während trockener Klimaphasen annehmen, die ein Eindringen der cerrado- und Savannen-Vegetation nach Amazonien ermöglichten (Hueck 1966, p. 18, 21, 23).

Diskussion

Ausbreitung amazonischer Waldvögel

Der untere Rio Amazonas und die breiten Unterläufe einiger seiner Zuflüsse (Rio Negro, Madeira, Tapajóz) stellen wahrscheinlich absolute Ausbreitungsschranken für eine Anzahl von Vögeln des dunklen Waldesinnern dar, wie z. B. für die Trompetervögel *(Psophia)*, viele Ameisenvögel (Formicariidae), einige Schmuckvögel (Pipridae) und andere. Jedoch umgehen viele dieser Vögel derartige Hindernisse im Oberlauf, wo die Flüsse schmal und ohne Bedeutung als Barrieren sind, falls nicht ein konkurrierender Verwandter den Weg blockiert. Allseitige Isolation von Vogelpopulationen nur durch breite Flußläufe ist in Amazonien selten, falls sie überhaupt vorkommt. Klinale Unterarten entwickeln sich öfter auf gegenüberliegenden Ufern breiter Flüsse bei Arten, die ihr Verbreitungsgebiet vom Quellgebiet flußabwärts ausgedehnt haben. Amazonische Flüsse haben die Ausbreitung von Waldvögeln nach deren Differenzierung in Refugien wahrscheinlich nur modifiziert oder gelegentlich eingeschränkt. Anhaltspunkte dafür, daß die Isolationswirkung der Wasserläufe ein wichtiger oder sogar der wichtigste Kausal-Faktor bei der Artbildung in Amazonien darstellt, scheinen mir nicht gegeben zu sein.

Art-Entstehung

Superspezies sind bei amazonischen Vögeln sehr häufig, was die Annahme relativ junger Speziation in zahlreichen Familien unterstützt. Die Allospezies der jeweiligen Superspezies haben sexuelle Isolation erreicht, aber konkurrieren noch ökologisch miteinander, wodurch es zum geographischen Ausschluß in Amazonien kommt. 76 % der Jacamare (Galbulidae), 85 % der Tukan-Arten (Ramphastidae) und etwa 75 % der Hokkohühner (Cracidae) sind Glieder von Superspezies (Haffer 1974). Dieser Prozentsatz

mag bei neotropischen Sperlingsvögeln niedriger sein, insbesondere bei insektenfressenden Formen, die aus ökologischen Gründen möglicherweise eher als Fruchtfresser sympatrisch leben können (Snow 1971). Ich habe weitere Superspezies amazonischer Papageien, Cotingas, Schmuckvögel und Tangaren kartiert (Haffer 1970). Die Arten amazonischer Superspezies entstanden wahrscheinlich von einem gemeinsamen Vorfahren, dessen Areal während arider Klimaperioden wiederholt in mehrere Teilstücke zersplittert wurde.

Dasselbe gilt für afrikanische Waldvögel, die in mindestens 3 pleistozänen Refugien differenziert wurden: Upper Guinea Refugium, Cameroun-Gabon Refugium und Central Refugium (Carcasson 1964, Moreau 1966, Kingdon 1971). Der größere Artenreichtum der Waldvogelfauna Südamerikas im Vergleich zu derjenigen des tropischen Afrika ist wahrscheinlich zu erklären mit einer intensiveren Differenzierung der amazonischen Fauna in einer größeren Zahl von Waldrefugien, die über ein wesentlich ausgedehnteres tropisches Tiefland als in Afrika verteilt waren (Abb. 9). Mrs. Hall (1972, p. 589) und Vanzolini (1973) haben kürzlich ähnliche Ansichten vertreten.

Für einen vollständigen Vergleich der sehr viel artenreicheren Amazonas-Fauna mit der ärmeren afrikanischen Waldfauna reichen die Unterlagen noch nicht aus. Amadon (1973) schätzt die Waldvogelfauna Amazoniens unter Ausschluß der Guayanas auf 550 Arten, die einer Gesamtzahl von nur etwa 250 Arten der tropi-

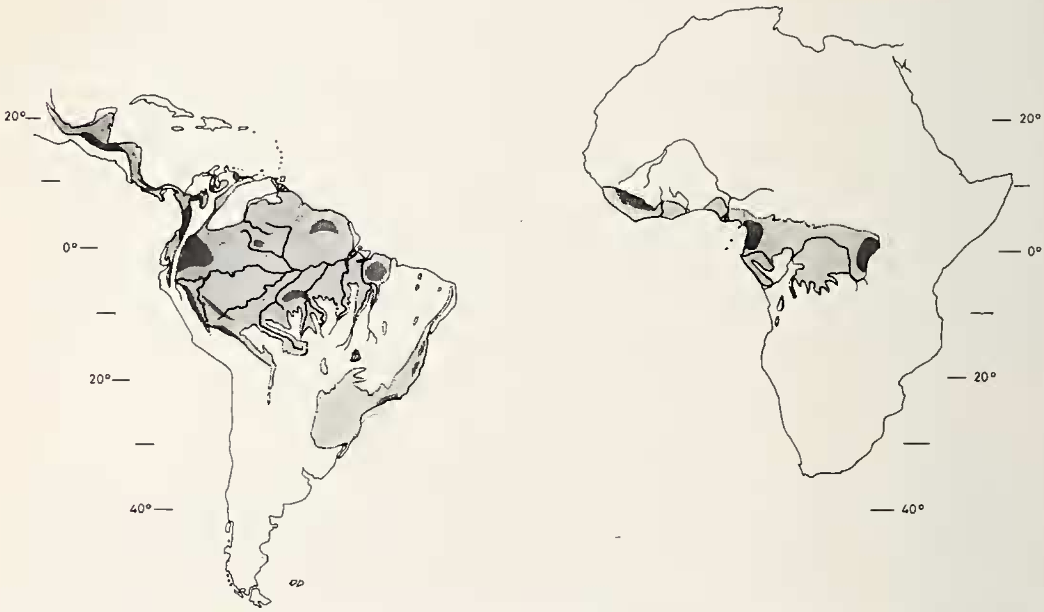


Abb. 9. Verbreitung feuchter tropischer Tieflandswälder in der Neotropischen Region und in Afrika. Vermutete Waldrefugien wärend arider Klimaphasen des Pleistozän sind dunkel schattiert. Beachte die größere Ausdehnung der Wälder und die größere Zahl der Refugien in Südamerika. (Flächentreue Projektion)

schen Tieflandwälder Afrikas gegenüberstehen. Dieser große Unterschied ist teilweise erklärbar durch die sehr viel größere Ausdehnung des Amazonaswaldes, der mit rund 6 Millionen Quadratkilometern zwei- bis dreimal so groß ist wie der äquatoriale Wald Afrikas (Abb. 9) und daher eine größere Zahl lokaler Arten beherbergt. Der Unterschied ist weniger auffällig beim Vergleich lokaler Vogelfaunen. Leider gibt es bisher nur sehr wenige zuverlässige Artenlisten tropischer Lokalitäten, für deren Erstellung jahrelange Beobachtungen notwendig sind. Maria Koepcke (in Amadon 1973) schätzte die Zahl echter Waldvögel in einem 1,5 Quadratkilometer großen Gebiet am oberen Rio Pachitea in Ost-Peru auf 225 Arten. Unter den 408 Vogelarten, die O'Neill (in Amadon 1973) bei Balta in Ost-Peru nahe der brasilianischen Grenze festgestellt hat, mögen 300 Arten echte Waldvögel sein. Demgegenüber hat Forbes-Watson (1972) am Mt. Nimba in Westafrika nur 203 Waldvogelarten beobachtet.

Nach dem Gesagten ist es sehr wahrscheinlich, daß die pleistozäne Differenzierung der tropischen und der temperierten Faunen prinzipiell ähnlich verlaufen ist und dem Modell der geographischen Speziation folgte (Mayr 1942, 1963, 1969). Drastische Veränderungen der Vegetationsdecke führten zur temporären Isolierung von relativ kleinen Populationen in Refugialgebieten.

Artenreichtum

Wichtige Ursache des hohen Artenreichtums in den Amazonas-Wäldern ist das kontinuierliche Fortbestehen der Fauna im Pleistozän, welcher durch Klima- und Vegetationsschwankungen reichlich Gelegenheit gegeben wurde zu artlicher und generischer Differenzierung in den zahlreichen Refugien (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970, Simpson 1971, Müller 1972 b, Keast 1972, Vanzolini 1973). Zusätzliche Faktoren sind die größere Seßhaftigkeit tropischer Arten, größere Wirksamkeit physischer Schranken in den Tropen und engere ökologischen Nischen (Janzen 1967, Mayr 1969). Zunehmende interspezifische Konkurrenz, eine große Zahl von Raubtieren sowie andere Aspekte artenreicher Tiergemeinschaften führten wahrscheinlich zu Nischenreduktion, d. h. gesteigerter Spezialisation, und geringerer Populationsdichte der einzelnen Arten. Diese Entwicklung wurde ermöglicht durch die zunehmende Zahl der Pflanzenarten, die zunehmend komplexere Struktur des Regenwaldes und durch ein relativ gleichförmiges Klima ohne strenge Winter. Das führte zur Erhaltung vieler entstehender Arten und zu dem erstaunlichen Artenreichtum. Es gibt keine Anzeichen für eine höhere Mutationsrate in den Tropen oder eine schnellere Generationsfolge, die den Speziationsprozeß beschleunigen könnten. Eine rein oder teilweise genetische Bedingtheit des tropischen Artenreichtums ist daher unwahrscheinlich (Mayr 1969).

Der gegenwärtige Artenreichtum der amazonischen Waldfauna ist im geologischen Sinne wahrscheinlich recht jung und wurde durch eine graduelle Zunahme der Artenzahl während pleistozäner Perioden rascher Differenzierung verursacht. Wenn auch die Waldfauna Amazoniens eine lange Vorgeschichte hat, so ist es doch unwahrscheinlich, daß während des Tertiärs

die neotropischen Wälder jemals eine so riesige Ausdehnung hatten wie im Quartär und daß so drastische Klimaschwankungen und Arealveränderungen der Vegetation wie im Pleistozän vorkamen. Die historische Deutung des neotropischen Artenreichtums ist in erster Linie ein biogeographisches Problem, während die Erhaltung und heutige Koexistenz der unzähligen Arten mit der strukturellen Komplexität des tropischen Regenwaldes zu erklären sind.

Zusammenfassung

Zoogeographische Untersuchungen über Verbreitungszentren und Populationsstruktur amazonischer Vögel, Eidechsen und Schmetterlinge lassen vermuten, daß viele Unterarten und Arten aus reduzierten Populationen während wiederholter Perioden ökologisch-geographischer Isolation entstanden sind. Klimatische Fluktuationen während des Pleistozäns, die zu drastischen Änderungen der Vegetationsdecke des tropischen Südamerika führten, wurden von Geologen und Paläobotanikern erkannt und stützen die obige biologische Interpretation. Zahlreiche sekundäre Kontaktzonen neotropischer Waldvögel deuten die frühere Existenz ökologischer Barrieren an, die heute nicht mehr vorhanden sind, seit sich die Wälder erneut ausgedehnt haben. Diese Kontaktzonen liegen zwischen vermuteten Waldrefugien und sind gehäuft in mehreren Gebieten, wo ganze Waldfaunen in Kontakt kamen und teilweise fusionierten, z. B. im zentralen Amazonien, im Gebiet südlich des oberen Rio Amazonas (nordöstliches Peru und nordwestliches Brasilien) und im Urabá-Gebiet von Nordwest-Columbien. Die ausgedehnten Hybridenzonen innerhalb der Verbreitungsgebiete der amazonischen Tukane *Ramphastos vitellinus* und *R. tucanus* werden als Beispiele sekundärer Kontaktzonen mit Hybridisation besprochen. Bei der *Galbula-galbula*-Superspezies schließen die meisten Formen einander geographisch aus, ohne Mischpopulationen zu bilden. 2 Allospezies sind in einem begrenzten Gebiet des nordöstlichen Südamerikas sympatrisch.

Savannenfaunen drangen während klimatischer Trockenphasen des Quartär bei Reduktion der Wälder nach Amazonien ein. Dabei kamen die Faunen des nördlichen und zentralen Südamerika wiederholt in Kontakt. Erneutes Vordringen der Wälder vor etwa 2400 Jahren führte zur Isolierung von Tierpopulationen offener Landschaften auf Savanna-Enklaven in der relativ trockenenn Querzone des unteren Amazonien.

Die Komplexität der amazonischen Vogelfauna ist geologisch wahrscheinlich relativ jung und entstand durch allmählichen Aufbau des Artenreichtums während mehrerer pleistozäner Differenzierungsphasen.

Summary

Pleistocene differentiation of the Amazonian bird fauna. Zoogeographic studies on distribution centers and population structure of Amazonian birds, lizards, and butterflies suggest that many subspecies and species originated from small populations during several periods of ecologic-geographic isolation. Repeated climatic fluctuations during the Pleistocene leading to vast changes in the vegetation cover of tropical South America have been postulated by earth scientists and support the above biological interpretation. Numerous zones of secondary contact of neotropical birds indicate the former existence of ecological barriers in Amazonia which have since disappeared. These contact zones are clustered in several well defined areas indicating that here entire faunas overlapped and partly fused, e. g. in central Amazonia, in the area south of the upper Amazon River (northeastern Peru and northwestern Brazil) and in the Urabá region of northwestern Colombia.

Forests survived arid climatic phases in restricted areas which served as refugia for the Amazonian forest faunas. Using indirect evidence derived from inequalities of rainfall and from avian distribution patterns I have reconstructed the probable geographic location of fifteen tentatively postulated forest refugia or groups of refugia in the lowlands of Middle and South America.

Large Amazonian rivers modified or occasionally limited the dispersal of forest birds from the forest refugia in reexpanding forests, especially in species inhabiting the dark forest interior. The range limit of several ecologically incompatible allies stabilized along broad river courses which in these cases constitute partial barriers to dispersal. In this way ecologic competition is avoided. However, numerous component species of superspecies are in direct contact and exclude each other in uniform forests probably as a result of ecologic competition.

Nonforest faunas advanced into Amazonia during periods of forest reduction, repeatedly establishing contact between the savanna faunas north and south of the Amazonian forest during the Pleistocene and post-Pleistocene. Readvancing forest led to the isolation of nonforest animal populations on savanna enclaves in the dry transverse zone of lower Amazonia about 2400 years ago.

The present complexity of the Amazonian bird fauna probably is fairly "recent" in age and originated through a gradual build-up of the species diversity during several Pleistocene periods of differentiation.

Literatur

A m a d o n , D. (1973): Birds of the Congo and Amazon forests: A comparison. In: B. J. Meggers u. a. (Hrsgbr.), Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. Washington. Pp. 267—277.

B i g a r e l l a , J. J. (1965): Subsidios para o estudo das variações de nivel oceanico no quaternario brasileiro. Anais Acad. Brasil. 37 (Supl.): 263—278.

B i g a r e l l a , J. J., & G. O. d e A n d r a d e (1965): Contribution to the study of the Brazilian Quaternary. Geol. Soc. Amer., Special Paper 84: 433—451.

B r o w n , K. S., & O. H. H. M i e l k e (1972): The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. Zoologica (New York) 1972: 1—40.

B r o w n , K. S., J. R. G. T u r n e r & M. S h e p p a r d (1974): Quaternary forest refugia in tropical America: Evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. Nature (im Druck).

C a r c a s s o n , R. H. (1964): A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. East African Wildlife. J. 2: 122—157.

D e S c h a u e n s e e , R. M. (1948—1952), The birds of the Republic of Colombia. Caldasia (Bogotá) 5: 251—1214 (siehe p. 425).

F o r b e s - W a t s o n , A. D. (1972): The avifauna of the African lowland forest at its eastern and western extremities (Kakamenga and Mt. Nimba, Liberia). Abstract. Proc. XVth Intern. Ornith. Congr., p. 644—645. Leiden.

F r y , C. H. (1970): Ecological distribution of birds in northeastern Mato Grosso State, Brazil. Anais Acad. Brasil. Cienc. 42, p. 275—318.

G a r n e r , H. F. (1959): Stratigraphic-sedimentary significance of contemporary climate and relief in four regions of the Andes mountains. Geol. Soc. Amer. Bull. 70: 1327—1368.

— (1966): Derangement of the Río Caroní, Venezuela. Revue Géomorph. Dynamique 2: 53—80.

Haffer, J. (1967 a): Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. Amer. Mus. Novitates 2294, 57 pp.

— (1967 b): Some allopatric species pairs of birds in northwestern Colombia. Auk 84: 343—365.

— (1967 c): Zoogeographical notes on the „nonforest" lowland bird faunas of northwestern South America. El Hornero (Buenos Aires) 10: 315—333.

— (1969): Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131—137.

— (1970): Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. J. Orn. 111. 285—331.

— (1974): Avian speciation in tropical South America. Pub. Nuttall Orn. Club (c/o Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass.) (Im Druck).

Hall, B. P. (1972): Causal ornithogeography of Africa. Proc. XVth Intern. Ornith. Congr. 1970, p. 585—593.

Hammen, T. van der (1968): Climatic and vegetational succession in the equatorial Andes of Colombia. Colloquium Geographicum (Bonn), Heft 9: 187—194.

— (1972 a): Changes in vegetation and climate in the Amazon Basin and surrounding areas during the Pleistocene. Geol. en Mijnbouw 51: 641—643.

— (1972 b): Historia de la vegetación y el medio ambiente del norte sudamericano. Memorias Symposia 1° Congr. Latinoamericano y 5° Mexicano de Botánica, Soc. Bot. Mex., p. 119—134.

— (1974): Pleistocene changes in the flora and climate of tropical South America. First Intern. Congr. System. and Evolutionary Biology, Denver (Colorado). (Im Druck).

Haverschmidt, F. (1964): Artikel „Trumpeter" in Thomson, A. L. (ed.) A new dictionary of birds, p. 841—842. London & New York.

Hellmayr, C. H. (1910): The birds of the Rio Madeira. Novit. Zool. 17: 257—428.

— (1912): Zoologische Ergebnisse einer Reise in das Mündungsgebiet des Amazonas; II. Vögel. Abh. Königl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Physik. Klasse, 26 (2): 1—142.

Hueck, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. Stuttgart.

Janzen, D. H. (1967): Why mountain passes are higher in the tropics. Amer. Naturalist 101 (no. 919): 233—249.

Keast, A. (1972): Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America, and Australia. Proc. XVth Intern. Ornith. Congr. 1970, p. 594—622.

Kingdon, J. (1971): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. 1. 446 pp. Academic Press, London and New York.

Lanning, E. P., & T. C. Patterson (1967): Early man in South America. Sci. American 217: 44—50.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. New York.

— (1963): Animal species and evolution. Cambridge, Mass.

— (1969): Bird speciation in the tropics. Biol. J. Linn. Soc. (London) 1: 1—17.

Moreau, R. E. (1966): The bird faunas of Africa and its islands. Academic Press, London and New York.

Mousinho, M. R. (1971): Upper Quaternary process changes of the middle Amazon area. Geol. Soc. Amer. Bull. 82: 1073—1078.

Müller, P. (1972 a): Centres of dispersal and evolution in the Neotropical Region. Studies on the Neotropical Fauna 7: 173—185.

— (1972 b): Der neotropische Artenreichtum als biogeographisches Problem. Zool. Mededelingen 47: 88—110.

Müller, P. (1973): Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. Biogeographica 2. The Hague. (Konnte hier nicht mehr berücksichtigt werden.)

Prance, C. T. (1974): Phytogeographic support for the theory of Pleistocene Forest Refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, and Lecythidaceae. Acta Amazonia (INPA, Manaus) (Im Druck).

Reinke, R. (1962): Das Klima Amazoniens. Dissertation Tübingen.

Remington, C. L. (1968): Suture-Zones of hybrid interaction between recently joined biotas. In: T. Dobzhansky (ed.), Evolutionary biology, vol. 2: 321—428. New York.

Sclater, P. L., & O. Salvin (1867): List of birds collected by Mr. Wallace on the Lower Amazons and Rio Negro. Proc. Zool. Soc. London pt. 28: 566—596.

Sick, H. (1959): Zur Entdeckung von *Pipra vilasboasi*. J. Orn. 100: 404—412.
— (1967): Ríos e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. Atas do Simpôsio sôbre a Biota Amazônica 5 (Zool.): 495—520.
— (1969): Trompetervögel. In: Grzimeks Tierleben, Bd. 8 (Vögel 2): 121—123.

Simpson — Vuilleumier, B. (1971): Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173: 771—780.

Snethlage, E. (1913): Über die Verbreitung der Vogelarten in Unteramazonien. J. Orn. 61: 469—539.

Snow, D. (1971): Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194—202.

Spassky, B., R. C. Richmond, S. Perez-Salas, O. Pavlovski, C. A. Maurão, A. S. Hunter, H. Hoenigsberg, T. Dobzhansky and F. J. Ayala (1971): Geography of the sibling species related to *Drosophila willistoni*, and of the semispecies of the *Drosophila paulistorum* complex. Evolution 25: 129—143.

Turner, J. R. G. (1971): Studies of Müllerian mimicry and its evolution in Burnet moths and heliconid butterflies. In: R. Creed (ed.) Ecological genetics and evolution. Oxford and Edinburgh. Pp. 224—260.

Vanzolini, P. E. (1970): Zoologia sistemática, geografía e a origem das espécies. Inst. de Geografía, Univ. São Paulo, Teses e Monogr. no. 3, 56 pp.
— (1973): Paleoclimates, relief, and species multiplication in equatorial forests. In: B. J. Meggers et al. (eds.) Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. Washington. Pp. 255—258.

Vanzolini, P. E., & E. E. Williams (1970): South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). Arquivos de Zoologia (São Paulo) 19: 1—298.

Vuilleumier, F. (1972): Speciation in South American birds: a progress report. Acra IV Congr. Latin. Zoologia 1 („1970"): 239—255.

Wijmstra, T. A. (1967): A pollen diagram from the upper Holocene of the lower Magdalena Valley, Colombia. Leidse Geol. Mededelingen 39: 261—267.

Wijmstra, T. A., & T. van der Hammen (1966): Palynological data on the history of tropical savannas in northern South America. Ibid. 38: 71—83.

Winge, Helga (1972): Influência das modificaçóes climáticas do Pleistoceno no processo de especiação do grupo críptico da *Drosophila willistoni*. Ciência e Cultura (São Paulo) 24, p. 206 (Abstract).

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Haffer, Mobil Iran Offshore Inc., P.-O.-Box 11-1969, Teheran, Iran.